

**EL PAPEL DE LOS VOLÁTILES DE PLANTAS INDUCIDOS POR LA
HERBIVORÍA EN LAS INTERACCIONES TRITRÓFICAS EN ESPECIES
FORESTALES**

AUTOR:

XIOMARA MATTA CARVAJAL

**TRABAJO DE GRADO PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OPTAR EL TÍTULO DE INGENIERO AGROFORESTAL**

**UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA
ESCUELA DE CIENCIAS AGRÍCOLAS, PECUARIAS Y DEL MEDIO AMBIENTE
PROGRAMA DE INGENIERIA AGROFORESTAL**

BOGOTÁ D.C.

2019

**EL PAPEL DE LOS VOLÁTILES DE PLANTAS INDUCIDOS POR LA
HERBIVORIA EN LAS INTERACCIONES TRITRÓFICAS EN ESPECIES
FORESTALES**

AUTOR:

XIOMARA MATTA CARVAJAL

DIRECTOR:

JORDANO SALAMANCA

PhD. ENTOMOLOGÍA AGRÍCOLA

**UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA
ESCUELA DE CIENCIAS AGRÍCOLAS, PECUARIAS Y DEL MEDIO AMBIENTE
BOGOTÁ D.C.**

2019

NOTA DE ACEPTACIÓN

Firma del presidente del jurado

Firma del Jurado

Firma del Jurado

Bogotá, 2019

DEDICATORIA

En nuestro mundo el papel que juega la naturaleza en su rol de deidad toma como pilar el orden y la justicia que se rige por todo aquello que es vida y esencia. Porque la naturaleza nos demuestra cómo puede transformarse, evolucionar y adaptarse para siempre hasta encontrar el equilibrio como razón de existencia. Este trabajo va dedicado a ella, a la infinita espiral de vida, a las culturas ancestrales que siempre han ofrecido respeto y admiración por lo esencial dentro de su existencia, fuente de inspiración para poder conocer cada proceso ante la naturaleza y sus beneficios para mejorar y conservar la armonía del entorno que nos recuerda que somos parte del orden natural. No hace falta someter las letras a tal tarea de nombrar, pero a razón de expresar una mayor emoción en este ejercicio, he de agradecer lo corpóreo y espiritual que en inseparable armonía cubren toda esencia elevada y estuvieron presentes en este quehacer. Y han sido, algunas otras personas, las que en distintas maneras decidieron estibar en uno u otro asunto el proyecto, entrelazados porque finalmente somos un solo río con sed de conocimiento, inquietudes por dar respuestas a aquello que es tan digno de contemplación y que a su vez esa es, en última instancia la motivación que tengo, mi respuesta al para qué del conocimiento.

AGRADECIMIENTOS

Infinitas Gracias al ser que siempre ha sido mi fuente de inspiración por el cual descubrí el camino a seguir, día a día por medio de la reflexión me conectó a la motivación constante, me cultivó la paciencia para no renunciar y seguir buscando el propósito de mi vida. Hoy el diploma más importante está enmarcado a mis pensamientos; el título de ser una triunfadora en constante equilibrio.

Gracias a todos los seres que estuvieron presentes en el desarrollo de éste proyecto, que con su motivación hicieron un puente entre la de inspiración y visión del mundo para culminar con éxito uno de los propósitos de mi vida: la pasión por el comportamiento de las especies leñosas y el medio que las conecta.

Gracias al Doctor Jordano Salamanca una persona apasionada y siempre dispuesta a enseñar, a no limitar el aprendizaje y quien aplica con éxito todo aquello que ha aprendido a lo largo de su vida profesional. Cada vez su pasión lo conduce a desempeñarse mejor; para él además de un agradecimiento, quiero decirle que nunca pierda esa luz que es fuente de inspiración para otros en el camino.

Resumen

Los principales estudios sobre compuestos volátiles se han enfocado en cultivos agrícolas; sin embargo, en sistemas forestales es poca la información que se ha obtenido sobre el comportamiento de los compuestos volátiles y de cómo se pueden utilizar para el control de herbívoros plaga, por esta razón este trabajo tiene como objetivo evidenciar el papel de los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en las interacciones tritróficas en especies forestales. Específicamente se documentó: 1) los principales volátiles de plantas inducidos por la herbivoría emitidos por forestales, 2) cuales enemigos naturales son atraídos por los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en forestales y 3) cuales versiones sintéticas de volátiles de plantas inducidos por la herbivoría son usadas en forestería. Hasta el momento se ha evidenciado especies forestales que emiten volátiles por herbivoría como es el caso de la especie forestal *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cabbage (Myrtales: Myrtaceae), la cual es atacada por el herbívoro *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé (Hemiptera: Thaumastocoridae) dando paso a liberación de volátiles como el α -pinene aromadendreno, otro caso de emisión de volátiles en la especie forestal álamo negro *Populus nigra* L. (Fagales: Salicaceae) emite una mezcla compleja de volátiles cuando es atacada por larvas de *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae). Estos volátiles demuestran también una atracción de enemigos naturales como predadores y parasitoides, los cuales en algunos casos pueden regular las poblaciones de los herbívoros. Por otro lado, versiones sintéticas de los volátiles con viales controlados y spray para la atracción de enemigos naturales, han sido una herramienta para el manejo y control de herbívoros plaga dentro de algunos sistemas forestales. Esta monografía evidencia que son

necesarios más estudios en cuanto a la identificación de los volátiles en forestales y su rol en las interacciones tritróficas.

Palabras clave: Herbivoría, Atracción, Predadores, Parasitoides

Abstract

The main studies on volatile compounds have focused on agricultural crops; However, in agroforestry systems there is little information that has been obtained about the behavior of volatile compounds and how they can be used for the control of pest herbivores, for this reason this work aims to demonstrate the role of plant volatiles induced by herbivory in tritrophic interactions in forestry species. Specifically, it was documented: 1) the main volatile of plants induced by herbivory emitted by forestry, 2) which natural enemies are attracted by the volatile of plants induced by herbivory in forestry and 3) which synthetic versions of volatile plants induced by the herbivory are used in agroforestry. So far, forest species that emit volatile by herbivory have been evidenced, as is the case of the forest species *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cabbage (Myrtales: Myrtaceae), which is attacked by the herbivore *Thaumastocoris peregrinus* Carpenter & Dellapé (Hemiptera: Thaumastocoridae) giving The release of volatiles such as α -pinene aromadendreno, another case of volatile emission in the poplar black poplar forest species *Populus nigra* L. (Fagales: Salicaceae) emits a complex mixture of volatiles when attacked by larvae of *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae). These volatiles also show an attraction of natural enemies such as predators and parasitoids, which in some cases can regulate herbivore populations. On the other hand, synthetic versions of volatiles with controlled vials and spray for the attraction of natural enemies, have been a tool for the management and control of pest herbivores within some agroforestry systems. This monograph shows that more studies are needed regarding the identification of volatiles in forestry and their role in tritrophic interactions.

Key words: Herbivory, Attraction, Predators, Parasitoids

Contenido

Resumen	vi
Abstract.....	viii
Listado de figura.....	1
Listado de tablas	2
2 Introducción	3
3 Objetivos	6
3.1 Objetivo general.....	6
Evidenciar el papel de los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en las interacciones tritróficas en especies forestales.	6
3.2 Objetivos específicos	6
4 CAPITULO 1 – Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría emitidos por sistemas forestales.....	7
4.1 Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría.....	7
4.2 Emisión de volátiles inducidos por la herbivoría por sistemas forestales	10
5 CAPITULO 2 - Enemigos naturales atraídos por los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en sistemas forestales.....	15
5.1 Enemigos naturales	15
5.2 Interacciones tritróficas.....	18
5.3 Enemigos naturales atraídos por HIPVs en sistemas forestales.....	20
6 CAPITULO 3 - Versiones sintéticas de volátiles de plantas inducidos por la herbivoría usadas en sistemas forestales.....	23
6.1 Volátiles sintéticos	23
6.2 Usos de volátiles sintéticos inducidos por la herbivoría en la atracción de enemigos Naturales.....	25
7 Conclusiones	28
8 Recomendaciones.....	29
9 Referencias bibliográficas	30

Listado de figura

Figura 1. Estructuras representativas de emisión de Volátiles de plantas inducidos por herbivoría.	8
Figura 2. Ruta metabólica para producción de los principales grupos de volátiles inducidos por herbivoría Modificado de Schoonhoven et al.,2005).	10
Figura 3. Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría y su atracción a enemigos naturales (Fuente: el autor).	22
Figura 4. Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en forma sintética para la manipulación de enemigos naturales en sistemas forestales (fuente: el autor).	27

Listado de tablas

Tabla 1. Principales volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en especies forestales...	11
--	----

1 Introducción

Dentro del marco de la naturaleza los árboles son elementos importantes que promueven un papel vital, proporcionando una gama de servicios ecológicos como la producción de oxígeno, biorremediación, ciclo de nutrientes, biofiltración y diversos hábitats; ahora bien, también son organismos modelo ampliamente utilizados para la biología molecular de los árboles y la biotecnología (Brunner *et al.*, 2004a). Por otra parte, son capaces de producir sustancias de defensa contra herbívoros de manera directa o indirecta. Una forma de defensa es mediante la liberación de compuestos volátiles comúnmente llamados volátiles de plantas inducidos por la herbivoría (HIPVs), los cuales son importantes para la atracción de enemigos naturales (predadores o parasitoides) para el control de herbívoros plaga (Frost *et al.*, 2008; Salamanca *et al.*, 2018; De Lange *et al.*, 2019). Sin embargo, en árboles, específicamente en sistemas forestales poco se conoce el papel de los compuestos volátiles para la atracción de enemigos naturales y regulación de poblaciones de herbívoros.

Algunos trabajos se están enfocando en la investigación de los compuestos volátiles en plantas leñosas, como la del género *Populus*, donde se cuenta con información elemental para estudiar la ecología molecular de las interacciones planta-herbívoro-enemigo natural (Brunner *et al.*, 2004a; Tuskan *et al.*, 2006; Jansson & Douglas, 2007), especialmente teniendo en cuenta que los híbridos de álamos naturales están involucrados en interacciones tróficas complejas (Holton *et al.*, 2003; Schweitzer *et al.*, 2004) que pueden estar mediadas por HIPVs.

Existen varios estudios que han identificado compuestos volátiles emitidos por especies de plantas de importancia agrícola como fresa (Bermejo-Prada *et al.*, 2015), arándanos rojos (Rodríguez-Saona *et al.*, 2011), rosas (Salamanca *et al.*, 2015), frijol (Oomah *et al.*, 2007), entre

otros. Sin embargo, para especies forestales, hasta donde conocemos existen pocos trabajos enfocándose en esta emisión y en la respuesta de los enemigos naturales. Por ejemplo, Copolovic et al. (2014 a, b), en condiciones de laboratorio demostraron que plantas de *Alnus glutinosa* L. (Fagales: Betulaceae) emiten compuestos volátiles después del daño causado por *Cabera pusaria* L. (Lepidoptera Geometridae) y *Monsoma pulveratum* Retzius (Hymenoptera: Tenthredinidae) específicamente identificaron el 4,8-dimethyl-nona-1,3,7-triene (DMNT), como potencial volátil que puede mediar la atracción de predadores y parasitoides. Según Unsicker et al. (2015), la especie álamo negro *Populus nigra* L. (Fagales: Salicaceae) emite una mezcla compleja de volátiles cuando es atacada por larvas de *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae), resultado corroborado por McCormick et al. (2014), donde encontraron la emisión de monoterpenos y volátiles de hojas verdes que influyen en la atracción de parasitoides.

En un contexto tritrófico las plantas emiten compuestos volátiles inducidos por la herbivoría o HIPVs, que son importantes para la atracción de los enemigos naturales (predadores y parasitoides) de los herbívoros (Heil, 2007; Salamanca et al., 2017; Turlings & Erb, 2018). Por ejemplo, existe evidencia de que insectos carnívoros son atraídos por los HIPVs aumentando las tasas de mortalidad de los herbívoros e incluso disminuyen los niveles de daño infligido por los herbívoros en condiciones de campo (Thaler 1999, Kessler & Baldwin 2001; Heil 2004).

La emisión de estos compuestos se hace presente en los sistemas forestales o donde existe la presencia de plantas ya sea leñosa, perenne, arbustiva, entre otras (Copolovici et al., 2014a; Unsicker et al., 2015). Por ejemplo, la especie *Pinus sylvestris* L. (Pinales: Pinaceae) cuando es atacada por *Diprion pini* L. (Hymenoptera: Diprionidae), emite un compuesto volátil como él (*E*)- β -farneseno, el cual puede mediar las defensas indirectas de este forestal (Mumm et al., 2003).

Debido a la importancia de los HIPVs en las defensas indirectas de las especies forestales, es necesario estudiar detalladamente estos compuestos y todas sus interacciones en el ecosistemas, especialmente en los sistemas forestales, los cuales son más grandes y con una vida útil más larga que los cultivos anuales, lo que ocasiona múltiples ataques a lo largo de su desarrollo por diferentes herbívoros (Holopainen, 2011), por tal razón, el conocimiento de nuevos mecanismos de defensas es necesario.

Por lo tanto, conociendo la importancia de los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría o HIPVs que son emitidos por algunas especies forestales, la presente monografía documentará detalladamente: 1) los principales HIPVs emitidos por forestales, 2) los enemigos naturales atraídos a estos HIPVs y 3) las versiones de HIPVs sintéticas usadas en sistemas forestales.

2 Objetivos

2.1 Objetivo general

Evidenciar el papel de los volátiles de especies forestales inducidos por la herbivoría en las interacciones tritróficas.

2.2 Objetivos específicos

- Documentar los principales volátiles de especies forestales inducidos por la herbivoría
- Documentar cuáles enemigos naturales son atraídos por los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en forestales.
- Documentar cuales versiones sintéticas de volátiles de plantas inducidos por la herbivoría son usadas en forestales.
- Aportar documentación que sirva como apoyo bibliográfico a futuras investigaciones de la relación de las interacciones tritróficas y emisión de volatiles en especies forestales.

3 CAPITULO 1 – Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría emitidos por sistemas forestales

3.1 Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría

En un ecosistema, las plantas interactúan con otros organismos, creando una red compleja que puede influir en la estabilidad ecológica (Mougi & Kondoh, 2012). Es así como los compuestos volátiles son una parte importante en las plantas, ya que estos intervienen en las interacciones tritróficas activando sus mecanismos de defensa que actúan de manera directa e indirecta para controlar o protegerse; por medio de la emisión de estos atrayendo predadores o parasitoides (Eff *et al.*, 2019).

Los volátiles son sustancias que emiten las plantas como respuesta de un comportamiento de defensa o ataque aumentando su emisión después del daño por la alimentación de herbívoros, que a su vez son llamados volátiles de plantas inducidos por herbívoros HIPVs (Salamanca *et al.*, 2017). Es así como las plantas emiten una variedad de mezclas complejas; formando compuestos que son aerotransportados y producen de una forma constitutiva pero también inductiva en el estímulo de respuestas como atracción, defensa y ataque. Su función está enmarcada en la protección de la planta en condiciones extremas, atracción de insectos polinizadores y la defensa indirecta de las plantas mediante predadores o parasitoides (Moreira *et al.*, 2018).

Debido a que estos compuestos volátiles inducidos pueden beneficiar tanto a las plantas que los producen como a los enemigos naturales de los herbívoros de éstas, se les ha clasificado

como sinomonas. Esta respuesta inducida en plantas es también referida como una defensa indirecta (Dicke & Sabelis, 1988). Estudios documentan también que, en su mayoría, las plantas emiten una mezcla de compuestos orgánicos volátiles, los cuales ayudan a los enemigos naturales a ubicar a su presa u hospedero. Esta mezcla incluye los llamados “volátiles de hojas verdes” (aldehídos, alcoholes, y sus respectivos acetatos de seis carbonos), monoterpenos, sesquiterpenos y compuestos aromáticos (Fig. 1.) (Rodríguez-Saona, 2012).

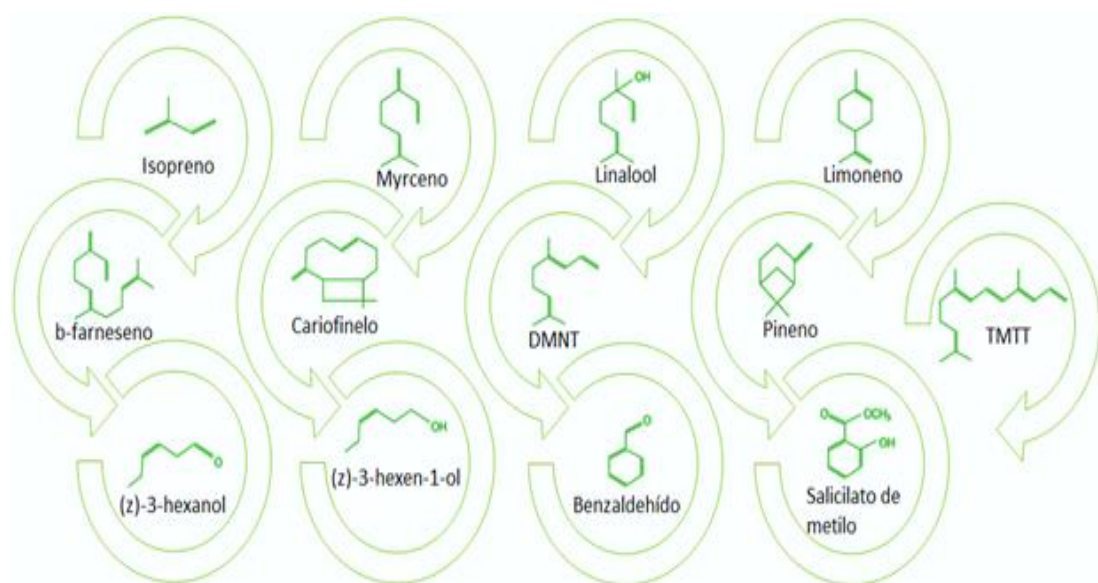


Figura 1. Estructuras representativas de emisión de Volátiles de plantas inducidos por herbivoría (Fuente: el autor).

Los diferentes atacantes de plantas pueden provocar diferentes mecanismos de defensa desencadenando vías de señalización específicas que implican defensas hormonales. Generalmente insectos masticadores inducen la ruta del ácido jasmónico (JA), mientras que los insectos chupadores estimulan la vía del ácido salicílico (SA) (Pieterse & Dicke, 2007), estas dos hormonas de defensa, por lo tanto, inducen la producción de volátiles de plantas (Rodríguez-Saona, 2012), los cuales son comúnmente llamados como volátiles de plantas inducidos por la

herbivoría o HIPVs (Karban *et al.*, 2011). Estos compuestos son importantes para dar información a varios organismos como los herbívoros, polinizadores, predadores y parasitoides (Salamanca *et al.*, 2018).

Los compuestos derivados de la vía LOX (Vía octadecanoide) son conocidos como volátiles de hojas verdes (VHV) son volátiles comúnmente emitidos cuando la hoja está dañada mecánicamente (Fig. 2.) (Pinto *et al.*, 2013). Investigaciones demuestran que la emisión de los volátiles inducidos por la herbivoría se activan cuando estos son dañados por herbívoros y como respuesta para la activación de sus vías de defensa (Fig. 2); casos puntuales como la especie Olmo *Ulmus minor* Mill. (Urticales: Ulmaceae) *Xanthogaleruca luteola* Muller atacada por especies de Chrysomelidae emite un diverso buque de volátiles (Meiners *et al.*, 2000); en la especie *Populus trichocarpa* Torr. & Gray (Malpighiales: Salicaceae) cuando atacada por el herbívoro *Phyllaphis fagi* L. (Hemiptera: Aphididae) la emisión de volátiles fue: α -farneseno, linalool, (*E*)- β -ocimeno, DMNT; otro caso que se registra de la emisión de volátiles es en la especie: *Ilex paraguariensis* A.St.-Hil. (Aquifoliales: Aquifoliaceae) donde el daño por herbivoría conduce a la activación de la emisión de volátiles tales como: α -farneseno, linalool, (*E*)- β -ocimeno y DMNT (Martins *et al.*, 2017).

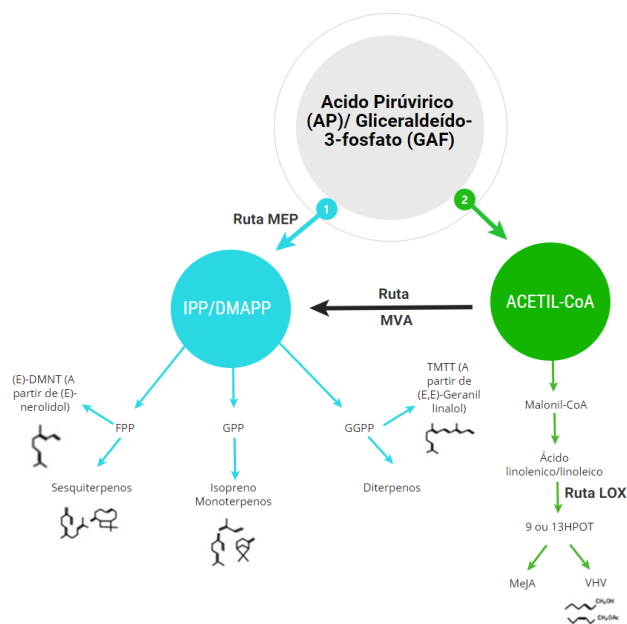




Figura 2. Ruta metabólica para producción de los principales grupos de volátiles inducidos por herbivoría (Modificado de Schoonhoven *et al.*, 2005).




3.2 Emisión de volátiles inducidos por la herbivoría por sistemas forestales




Las plantas volátiles inducidas por herbívoros (HIPVs) tienen ambos papeles repelentes y atractivos para insectos herbívoros, por ejemplo, en especies forestales como *Populus Nigra L.* emite diferentes tipos de compuestos volátiles tales como hexenol, (DMNT), metilbutanol oximen entre otros al ser atacado por el herbívoro *Lymantria dispar L.* Otro caso en el que se presenta emisión de volátiles es en la especie forestal *Alnus glutinosa L.* emitiendo volátiles como 4,8-dimetil-1,3,7- nonatrieno (DMNT), al ser atacado por el herbívoro *Cabera pusaria L.* En la especie *Olea europea L.* se hizo presente los volátiles (*E*)- β -ocimeno, (*E-E*)- α -farneseno al ser atacada por el herbívoro *Bactrocera oleae* Rossi. Por otro lado, *Quercus robur L.* quien es atacado por el herbívoro *Tortrix viridana L.* emite volátiles como (*E*)-4,8-dimethyl-1,3,7- nonatriene (DMNT) y (*E*)- β -ocimene (Ghirardo *et al.*, 2012) (Tabla 1). Las plantas dañadas por herbivoría pueden producir mezclas de más de 200 compuestos diferentes (Dicke & van Loon, 2000), Las plantas atacadas por herbívoros usualmente liberan múltiples HIPVs, sin embargo, en



algunas ocasiones pocos de estos compuestos son responsables por la atracción de los enemigos naturales (McCormick *et al.*, 2014; Giunti *et al.*, 2016).

Tabla 1. Principales volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en especies forestales.

Especie. Forestal	Imagen	Hervibor ría/ Oviposic ión	Volátil	Autor
<i>Populus Nigra</i> L. (Malpighiales: Salicaceae)	 (Fuente: el autor, 2019)	<i>Lymantria dispar</i> L. (Lepidoptera: Lymantriidae).	4,8-dimethyl- nona-1,3,7- triene (DMNT), (Z)- 3-hexenol, (Z)-(E)-2- methylbutyral doxime, (Z)- (E)-3- methylbutyral doxime, índole, benzyl cyanide	(McCorm ick <i>et al.</i> ,2014)
<i>Alnus glutinosa</i> L. (Betulaceae : Fagales)	 (Fuente: el autor, 2019)	<i>Cabera pusaria</i> L. (Lepidoptera: Geometridae)	4,8-dimethyl- 1,3,7nonatrien o (DMNT),	(Copolovici <i>et al.</i> , 2014a, b,)

<p><i>Olea europaea</i> L. (Oleaceae: Lamiales)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Bactrocera oleae</i> Rossi. (Diptera: Tephritidae)</p>	<p>(E)-β-ocimeno, (E)-α-farneseno</p>	<p>(Giunti <i>et al.</i>, 2016)</p>
<p>Olmo <i>Ulmus minor</i> Mill. (Urticales: Ulmaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Xanthogaleruca luteola</i> Muller (Coleoptera: Chrysomelidae)</p>	<p>Sinomonas de plantas (desconocidas)</p>	<p>Meiners <i>et al.</i>, 2000</p>
<p><i>Pinus sylvestris</i> L. (Pinales: Pinaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Diprion pini</i> L. (Hymenoptera: Diprionidae)</p>	<p>(E)-β-farneseno</p>	<p>Mumm <i>et al.</i>, 2003</p>

<p><i>Eucalyptus benthamii</i> Maiden & Cambage.</p> <p>(Myrtales : Myrtaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Thaumastocoris peregrinus</i> (Hemiptera: Thaumastocoridae)</p>	<p>α-pineno aromadendrenol, globulol</p>	<p>(Martins <i>et al.</i>, 2013)</p>
<p><i>Fagus sylvatica</i> L.</p> <p>(Fagales: Fagaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Phyllaphis fagi</i> L. (Hemiptera : Aphididae)</p>	<p>α-farneseno, linalool, (<i>E</i>)-β-ocimeno, DMNT</p>	<p>(Joo <i>et al.</i>, 2010)</p>
<p><i>Populus trichocarpa</i> Torr. & Gray</p> <p>(Malpighiales: Salicaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Lymantria dispar</i> L. (Lepidoptera : Erebididae)</p>	<p>Monoterpenos, sesquiterpenos, homoterpenos DMNT, nonanal, fenilpropanoides y benzenoides, benzyl cyanide e indole</p>	<p>(Danner <i>et al.</i>, 2011)</p>

<p><i>Pinus nigra</i> J.F. Arnold.</p> <p>(Pinales: Pinaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Diprion pini</i> L.</p> <p>(Hymenoptera: Diprionidae)</p>	<p>(E)-β-farneseno</p>	<p>(Mumm <i>et al.</i>, 2004)</p>
<p><i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.</p> <p>(Aquifoliales: Aquifoliaceae)</p>	 <p>(fuente: el autor, 2019)</p>	<p><i>Thelosia camina</i> Schaus (Lepidoptera: Eupterotidae) (Larva)</p> <p><i>Hedypathes betulinus</i> Klug (Coleoptera: Cerambycidae) (adulto)</p>	<p><i>T. camina</i>: α-farneseno, linalool, (E)-β-ocimeno, DMNT</p> <p><i>H. betulinus</i>: α-farneseno, linalool, (E)-β-ocimeno, DMNT</p>	<p>(Martins <i>et al.</i>, 2017)</p>

Al observar la Tabla 1 se evidencia que las diferentes especies forestales muestran un patrón común en cuanto a la emisión de volátiles causada por diferentes especies de insectos, ya sea por el daño por herbivoría o por el comportamiento de oviposición. Cabe resaltar que las defensas que se implementan por parte de las especies forestales mediadas por volátiles son fundamentales para la atracción de los enemigos naturales de los herbívoros.

4 CAPITULO 2 - Enemigos naturales atraídos por los volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en sistemas forestales.

4.1 Enemigos naturales

Dentro de la enorme diversidad de insectos en el mundo se ha conocido más de un millón de especies, pero dentro de los agroecosistemas solo un 3% se comporta como plaga y el 97% está integrado a la fauna auxiliar donde se destaca el 35% que es la representación de enemigos naturales por las plagas en un grupo selecto de parasitoides y predadores y el 62% restante lleva a cabo otras funciones (Nájera *et al.*, 2010).

Los insectos parasitoides son reguladores naturales y los más utilizados en el control biológico. Estos se caracterizan por ser capaces de consumir a uno o pocos hospederos con relación a la dinámica poblacional de los insectos, en particular las plagas. En consecuencia, los parasitoides son identificados con mayor frecuencia como los principales responsables de la regulación de poblaciones de insectos (Bernal, 2007). Los parasitoides son en su mayoría monófagos actúan en su estado inmaduro donde las larvas se alimentan y desarrollan dentro, o sobre el cuerpo de un solo insecto hospedero en cualquiera de sus estados (huevos, larva o pupa) es entonces donde en su proceso larvario estos forman una pupa en el interior o fuera del hospedero el cual es llevado a la muerte lentamente (Nájera *et al.*, 2010).

Los predadores por el contrario de los parasitoides matan a sus presas para alimentarse de ellas, una característica de las hembras es dejar los huevos cerca de la presa al eclosionar las larvas o ninfas buscan y matan su presa. A diferencia de los parasitoides los predadores en su estado de larvas o ninfas se alimentan de muchas presas para terminar su ciclo de vida;

generalmente se alimentan de todos los estados de desarrollo de sus presas; ya sea masticando o succionando el contenido interno de la presa (Badii *et al.*, 2000; García *et al.*, 2000).

Casos que registran la atracción de enemigos naturales en la especie forestal *Pinus nigra*, donde los HIPVs son un atrayente al enemigo natural *Chrysonotomyia ruforum*, (Hymenoptera: Eulophidae) un parasitoide de huevos de *Diprion pini* L. (Hymenoptera: Diprionidae), es atraído por los volátiles (*E*)- β -farneseno (Mumm., *et al* 2004). También la especie *Ulmus minor* emite volatiles inducidos por la herbivoría cuando ataca por el Coleoptera *Xanthogaleruca luteola* para la atracción de parasitoides como *Oomyzus gallerucae* Fonscolombe (Hymenoptera: Eulophidae) (Meiners *et al.*, 2000); y en la especie forestal *Betula pubescens* spp. *czerepanovii* (Fagales: Betulaceae) el daño por herbivoría de *Epirrita autumnata* y *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) activa la emisión de volatiles para la atracción de parasitoides (Klemola *et al.*, 2012).

Estudios demuestran que *Psytalia concolor* (Szépligeti) (Hymenoptera: Braconidae) es un Endoparasitoide que es atraído por la emisión de volatiles de la especie *Olea europaea* L. (Oleaceae: Lamiales) exactamente por el daño de sus frutos que es causado por la herbivoría de *Bactrocera oleae* (Rossi) (Diptera: Tephritidae) con la emisión de volatiles (*E*)- β -ocimeno, (*E*)- α -farneseno (Giunti *et al.*, 2016).

Los enemigos naturales están mediados por cuatro etapas durante el proceso de búsqueda y selección de su hospedero o presa, estas etapas están enmarcadas en: ubicación hábitat, localización hospedero, ubicación hábitat hospedero y finalmente regulación del hospedero (Vinson, 1976). Durante la búsqueda de sitios de alimentación o sitios de oviposición el primer paso que efectúan predadores y parasitoides está dado por la emisión de volátiles de la planta y es la línea que conecta a estos para una mayor atracción y así ubicar a largas distancias su hospedero

o presa; estas señales pueden provenir de compuestos químicos volátiles emitidos por las plantas infestadas donde la emisión de volátiles es baja, pero cuando la planta es dañada por insectos herbívoros los niveles aumentan drásticamente (Rodríguez- Saona *et al.*, 2012).

De acuerdo al comportamiento de los enemigos naturales, el primer paso dado por predadores y parasitoides es buscar su hospedero o presa y localizar el hábitat por medio del uso sensorial combinando señales visuales, olfativas y gustativas, que les permite orientarse y encontrar hospederos apropiados (Marín *et al.*, 2007). Ahora bien; los aspectos que determina el éxito en la búsqueda del hospedero por parte de los insectos integra varios factores como por ejemplo el vuelo de los insectos hacia una emisión de volátiles, cuando es causada por herbivoría este es modulado por dos mecanismos conocidos como anemotaxis que es determinado por el olor y un programa interno de contragiros. Durante la anemotaxis los insectos requieren de estímulos químicos y visuales para que este pueda seguir el trayecto hacia la fuente de la emisión mientras que el comportamiento interno es posiblemente modulado por agentes químicos como por ejemplo el nivel de emisión de los volátiles; que varía si su emisión es producida por defensa directa o indirectamente de la planta; La altitud de vuelo de los insectos también es controlado por una respuesta optomotora, la cual requiere de la integración de los agentes químicos y visuales (Foster *et al.*, 1997).

4.2 Interacciones tritróficas

Según Turlings et al. (2018) las interacciones tritróficas dadas entre plantas, herbívoros y enemigos naturales, son un factor de gran importancia dentro de un ecosistema al estar interconectados unos con otros por medio de cadenas alimenticias y redes tróficas (Hunter & Price, 1992; Polis *et al.*, 1996; Schmitz *et al.*, 1998; Polis *et al.*, 1999; Ohgushi, 2005). Estas interacciones ocurren frecuentemente entre organismos sobre y bajo el suelo y son mediadas principalmente por compuestos químicos en las plantas, los cuales pueden afectar positiva o negativamente a los enemigos naturales de los herbívoros (Masters & Brown, 1997; Van der Putten *et al.*, 2001; Wenke *et al.*, 2010).

Las primeras investigaciones de que las plantas producen volátiles inducidos por el daño del herbívoro y el poder de atracción para los enemigos naturales fueron realizadas con ácaros y sus depredadores (Dicke & Sabelis, 1988; Dicke *et al.*, 1990; Dicke *et al.*, 1993; Takabayashi & Dicke, 1997).

Luego de haber sido atacada la planta por un herbívoro (masticadores o chupadores), entre los que se destacan los insectos masticadores que son los que generan mayor emisión por parte de la planta para la atracción de enemigos naturales; cuando inicia la liberación de volátiles tanto interna como externamente, la planta los sintetiza y almacena, pero algunos de estos compuestos se forman en el momento del ataque por lo general (Aldehídos y alcoholes C₆) y otros por el contrario son sintetizados al pasar los días o las horas (Terpenos) estos últimos están relacionados ampliamente con la defensa indirecta ya que son los encargados de la atracción de parasitoides para un ataque a la herbivoría que es la que se encuentra atacando la planta; es entonces donde la emisión de volátiles emitiendo señales de comunicación para los enemigos naturales mostrando la ubicación del hospedero y así comienza la interacción tritrófica

aumentando el éxito de la atracción y el control de las poblaciones de herbívoros por parte de la planta Kessler & Baldwin., 2001).

Un ejemplo de interacción tritrófica se encuentra en la oviposición; los insectos que ponen sus huevos en el tejido vegetal de una planta; se exponen a la inducción de volátiles por parte de la planta de manera negativa; esta ataca directamente sobre el huevo presentando una respuesta inmediata de protección y ataque en la alimentación de las larvas. Un ejemplo es el caso *Betula pubescens* spp. *czerepanovii* (Fagales: Betulaceae) el daño por herbivoría *Epirrita autumnata* y *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) activa la emisión de volátiles (*E*)-DMNT [(*E*)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno], β -ocimeno y linalool para la atracción de parasitoides (Klemola *et al.*, 2012).

Las respuestas de plantas leñosas se encuentran enmarcadas a la aceleración de su crecimiento, floración y reproducción. Estos procesos se aceleran mucho antes que las demás plantas no advertidas y todo como respuesta de un ataque directo. Una de las defensas utilizadas por la planta cuando existe oviposición en sus hojas es el desprendimiento del tejido neoplásico; que consiste en desprender la interfaz entre los huevos y la hoja. Como ya es conocido, las plantas pueden estratificar sus hojas e inducir en algunas respuestas directas a sus atacantes. Pero esto no es todo, también pueden encontrar un estímulo para una defensa indirecta dada por las señales de advertencia, (Cebado) que será la señal de atracción de la herbívora como otro estímulo de defensa (Hilker & Fatouros, 2015).

La actividad que conduce a la herbivoría induce defensas indirectas en la planta como la emisión de volátiles; éstos a su vez, inducidos por herbívoros que pueden ser utilizados por parasitoides un caso se registra en la especie *Olea europaea* L. (Oleaceae: Lamiales), en donde el parasitoide (Hymenoptera: Braconidae) es atraído por CV por parte de la especie leñosa; el

parasito es seducido por estímulos olfativos fuertes como lo son la emisión de compuestos volátiles y con la motivación de encontrar el huésped *Bactrocera oleae* Rossi (Diptera: Tephritidae) que se encuentra causando daño a los frutos de la planta; éste sin advertencia alguna, no espera el ataque de su enemigo natural. En este caso el hembra parasitoide busca frutas con larvas de la mosca, y cuando las localiza deposita un huevo en el interior de su cuerpo. Finalmente nacerá un pequeño parasitoide y abandonará la pupa del Diptera, luego se evalúan en laboratorio los compuestos volátiles por parte del fruto dañado por la herbívora y el fruto sano cuando hay daño por el herbívoro, esto como atrayente para las hembras parasitas apareadas. Se registra el resultado de los volátiles de atracción, estos fueron: (*E*)- β -ocimeno y 2-metil-6-metileno-1,7-octadien-3-ona como atrayentes de alto impacto (Giunti *et al.*, 2016).

4.3 Enemigos naturales atraídos por HIPVs en sistemas forestales

En el contexto tritrófico las plantas necesitan de los volátiles para defenderse de sus enemigos en este caso los herbívoros, esta defensa es mediada por diferentes HIPVs lo cuales hacen a las plantas más llamativas para el encuentro de los enemigos naturales (Fig.1).

Los enemigos naturales responden a los volátiles de plantas infestadas por los hospederos herbívoros (HIPVs), la emisión de volátiles dada por la alimentación de los herbívoros, y la inducción de compuestos volátiles causada por el daño al tejido celular en su mayoría a las hojas, pero también están otras señales de atracción para especies como áfidos ya que la planta proporciona poca información olfativa. (Turlings *et al.*, 1998)

Los primeros casos que afirmaron que en las especies forestales los volátiles inducidos por la oviposición son atrayentes de la herbívora fueron: Los escarabajos *Xanthogaleruca luteola* Muller (Coleoptera: Chrysomelidae) en las hojas de la especie Olmo *Ulmus minor* Mill. (Urticales: Ulmaceae) inducen las defensas indirectas de la planta cuando hay oviposición son las

que informan a los parasitoides de los huevos que se encuentran en las hojas, la planta a su vez emite volátiles de atracción cautivando a las avispas parasitas encargadas de matar los huevos (Hilker & Fatouros, 2015).

Los enemigos naturales tienen la capacidad de aprender a asociar los volátiles inducidos por la herbivoría (HIPVs) con la presencia de su presa u hospedero, lo cual les ayuda a combatir la variabilidad de olores presentes en diferentes sistemas tanto forestales como agrícolas (Lewis & Tumlinson, 1988; Vet & dicke, 1992; Vet *et al.*, 1995; Allison & Hare, 2009), logrando así la regulación y contribución para el control de plagas. Por ejemplo, en la especie forestal *Betula pubescens* spp. *czerepanovii* (Fagales: Betulaceae), cuando es atacada por *Epirrita autumnata* y *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae), emite diferentes compuestos volátiles que son importantes para la atracción de parasitoides de estas dos plagas (Klemola *et al.*, 2012).

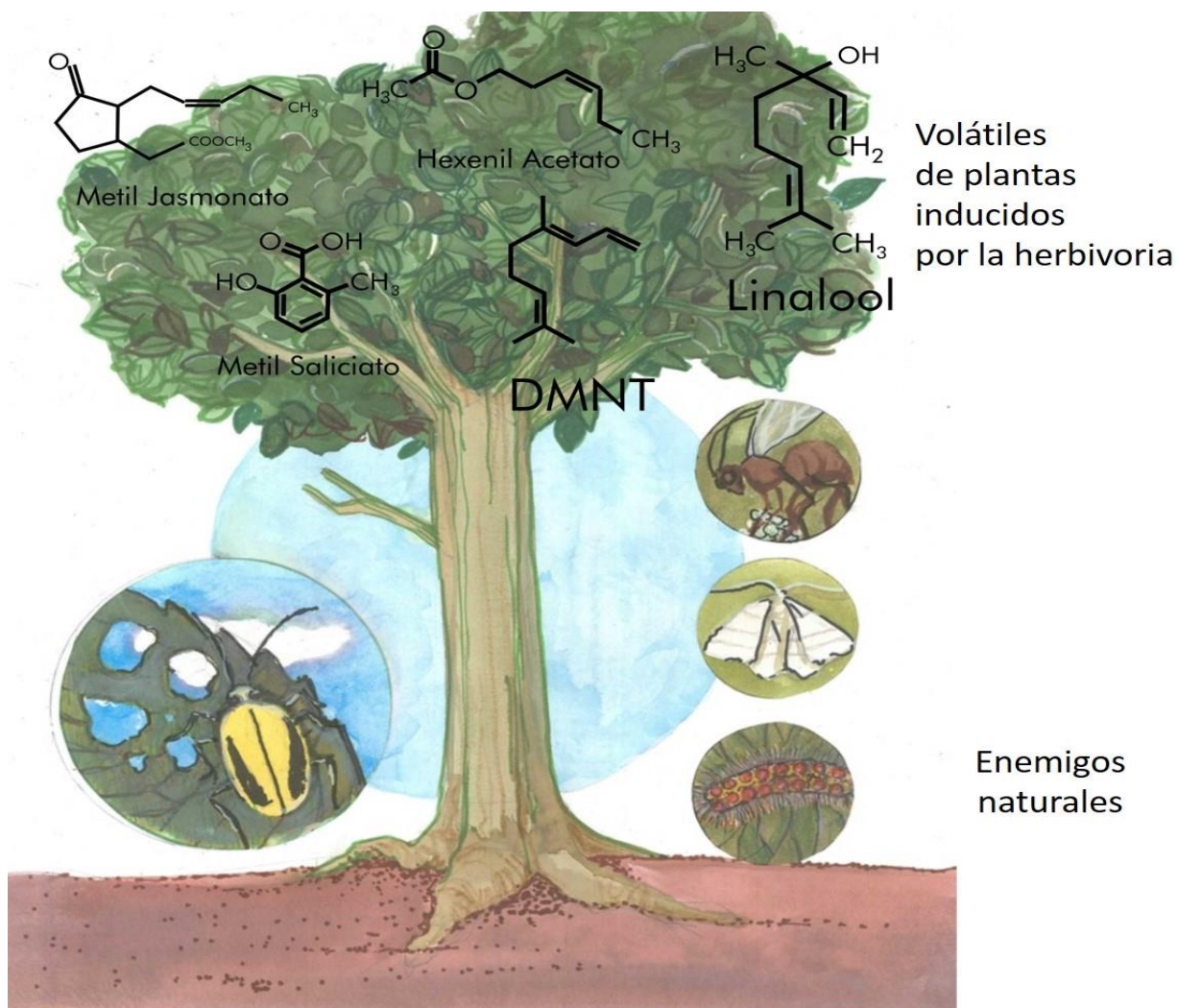


Figura 3. Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría y su atracción a enemigos naturales (Fuente: el autor).

En otros trabajos la liberación de trampas cebadas con el volátil DMNT, compuesto emitido por *Ulmus minor* debido al ataque del coleóptero *Xanthogaleruca luteola*, es fundamental para la atracción de parasitoides como *Oomyzus gallerucae* Fonscolombe (Hymenoptera: Elaphidae) (Buchel *et al.*, 2011). Por otro lado, estudios con los HIPVs tanto en especies forestales como en agrícolas en condiciones de campo, muestran el poder de atracción de estos, es por ello que se han realizado estudios donde se implementan versiones sintéticas para atracción de enemigos naturales.

5 CAPITULO 3 - Versiones sintéticas de volátiles de plantas inducidos por la herbivoría usadas en forestales

5.1 Volátiles sintéticos

La importancia del papel ecológico y los mecanismos de emisión de los HIPVs ha abierto caminos para implementar estrategias integradas que son parte importante para realizar controles biológicos teniendo como objetivo mejorar la eficiencia de los cultivos naturales y así poder controlar la población plaga. Algunas de estas estrategias que utilizan los HIPVs son sintéticos, manipulación química o genética directamente que se centra en las defensas de la planta para reclutar enemigos naturales y a su vez guiarlos al huésped trabajando como un agente sinérgico. (Peñaflor *et al.*, 2013).

Las presentaciones de los volátiles sintéticos que se han usado en estudios tanto en forestales como agrícolas recientes son: tarjetas adhesivas, viales de vidrio con liberaciones controladas, por medio de cebos o con la aplicación de espray (Fig. 4) (James, 2003; Salamanca *et al.*, 2017; Leskey *et al.*, 2014; Miller, 2006; Simpson *et al.*, 1976; Kuhns *et al.*, 2014; Salamanca *et al.*, 2018; Elliott *et al.*, 1983).

Estudios en general se están centrando en los mecanismos y las consecuencias de la inducción de volátiles de plantas para atracción de los enemigos naturales de los insectos herbívoros con el fin de implementar una estrategia “natural”, mediante la manipulación del comportamiento de los enemigos naturales, para el control de plagas agrícolas y por medio de ello reducir el uso de plaguicidas (Vet & Dicke, 1992).

Uno de los primeros casos en implementar trampas cebadas con versiones sintéticas de volátiles inducidos en plantas por la herbivoría para la atracción de enemigos naturales fue un tratamiento que consistía en tarjetas adhesivas cebadas con (*E*) -3-hexenil acetato, tarjetas con cebo de salicilato de metilo se evaluaron tres HIPVs sintéticos (salicilato de metilo, (*Z*) -3-acetato de hexenilo, (*E*) -4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno) demostrando que el salicilato de metilo sintético es un atrayente para el ala verde, *Chrysopa nigricornis* Burmeister (Neuróptera: Chrysopidae) (James, 2003).

En los últimos años ha tomado fuerza por medio de investigaciones el estudio de los mecanismos y comportamiento de la inducción de volátiles de plantas en la atracción de los enemigos naturales de los insectos herbívoros. Con ello se busca implementar estrategias que no alteren el orden natural para el aprovechamiento del comportamiento de los enemigos naturales, como agentes de control de plagas agrícolas y ahora algunos estudios en control de plagas en plantaciones leñosas generando una reducción en el uso de plaguicidas y así revelando una nueva forma de atracción sintética de volátiles para la atracción de enemigos naturales (Vet & Dicke, 1992).

5.2 Usos de volátiles sintéticos inducidos por la herbivoría en la atracción de enemigos

Naturales.

La atracción de enemigos naturales por medio de versiones sintéticas de HIPVs ha resultado ser una gran herramienta para el control de poblaciones de herbívoros plaga y para la reducción de los daños en agroecosistemas (Salamanca *et al.*, 2018), algunos estudios han determinado el papel de los HIPVs sintéticos principalmente en sistemas agrícolas, en el uso de viales con liberaciones controladas, por medio de cebos o con la aplicación de espray (Fig. 4) (Salamanca *et al.*, 2017; De Lange *et al.*, 2019) realiza un estudio donde se evalúan los mecanismos defensivos que utilizan las plantas de arándano; se implementa HIPVs sintéticos para probar la atracción de enemigos naturales.

En sistemas forestales el uso de las versiones sintéticas aún es poco estudiado, sin embargo, en plantaciones de pino *Pinus radiata* para el control de la avispa de la madera *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), la liberación de trampas con el HIPVs α -pineno capturo números significativos de esta plaga, obteniendo reducciones considerables en las plantaciones (Simpson *et al.*, 1976). En otros estudios, la combinación de α -pineno y etanol al 96%, resultó atractivo para una gran variedad de especies de escarabajos barrenadores de la madera de pino (Miller, 2006).

Otro caso donde se implementa volátiles sintéticos para el control de la especie *Xyleborus glabratus* (Coleoptera: Curculionidae) por medio de un cebo artificial compuesto de Eucalypto, limonelo, myrceno y pineno es adicionado a un señuelo cubierto de aceite y dentro de este el cebo con los volátiles sintéticos; el lugar de implementación fue en bosque de Red Bayn donde se buscaba la atracción de la especie *Xyleborus glabratus* (coleóptera: Curculionidae). Los resultados sugieren que el Eucalypto contribuye al comportamiento de selección del huésped de X.

glabratus y puede ser útil para el manejo de este vector patógeno para control del ataque del herbívoro a la especie leñosa *Laurus nobilis* (Laurales: Lauraceae) que es de gran importancia para la zona estudiada (Kuhns *et al.*, 2014).

Un caso de árboles frutales registra la implementación de volátiles sintéticos el experimento consiste en la implementación de un cebo en árboles trampa para la atracción de la especie *Conotrachelus nenuphar* Herbst (Coleoptera: Curculionidae) se realiza el experimento con dos estímulos olfativos, el benzaldehído volátil de la fruta y ácido grandisoico. El tratamiento incluyó la evaluación de los cuatro volátiles sintéticos: acetato de etilo, butirato de etilo, trans-2-hexenal y limoneno junto con un control de solvente de diclorometano (DCM) Se eligieron estos volátiles sintéticos porque son liberados por tejidos fructíferos, foliares y leñosos de ciruela *Prunus domestica* L. (Rosales: Rosaceae) como resultado el volátil trans-2-hexenal, que se encuentra en una hoja verde volátil, demostró ser altamente estimulante incluso a dosis muy bajas en el laboratorio en base a las respuestas de los estímulos olfativos de la emisión de volátiles por parte del huésped (Leskey *et al.*, 2014). Elliott *et al.* (1983), demostraron que al implementar trampas pegajosas cebadas con etanol tuvo una respuesta significativamente al atrapar *Platypus cylindrus* (Coleoptera: Curculionidae) en la especie *Eucryphia lucida* (Oxalidales: Cunoniaceae) el experimento fue en el valle del arve en Tasmania y tuvo una significancia alta al encontrar la tracción del insecto por medio de la misión de volátiles sintéticos que fueron puestos al lado del Árbol; como resultado se obtuvo que el etanol era claramente un poderoso atrayente la proporción de sexos de escarabajos capturados fue 1.75: 1(d: 1) en trampas de etanol y 1.47: 1 en controles.



Figura 4. Volátiles de plantas inducidos por la herbivoría en forma sintética para la manipulación de enemigos naturales en sistemas forestales y agrícolas (Fuente: el autor).

6 Conclusiones

En la actualidad se demostró por medio de estudios de campo y laboratorio que los sistemas forestales liberan volátiles cuando son atacados por herbívoros, los volátiles inducidos por la herbivoría son importantes para la atracción de diversos enemigos naturales y que la implementación de volátiles sintéticos para la atracción de herbivoría tiene una respuesta significativa para la implementación y el control biológico de plagas en plantaciones leñosas y que por consiguiente y la relación entre las interacciones tritróficas son un estímulo importante para las cadenas alimenticias y sistemas de defensa de la planta.

Las versiones sintéticas de los compuestos volátiles de plantas son parte de una nueva estrategia para el control de plagas forestales y su objetivo está encaminado al mejoramiento de especies leñosas en cuanto a enfermedades y a mejorar las producciones.

Los parasitoides y predadores son factores clave en la regulación de la población de las plagas de insectos forestales, y las defensas indirectas de las plantas son importantes en sus interacciones tritróficas.

7 Recomendaciones

Los trabajos, con liberaciones de HIPVs sintéticos son limitados para especies forestales, por lo tanto, esta monografía muestra la necesidad de más investigaciones en la parte forestal, la cual es un pilar importante de diversas economías mundiales y que se evidencia en los pocos estudios realizados que los resultados son beneficiosos para el control de plagas al igual que los estudios de cultivos agrícolas que han tomado fuerza con el uso de volátiles sintéticos como atrayentes y controles biológicos.

Se debe profundizar más en determinar cómo los herbívoros pueden activar múltiples rutas de defensa simultáneamente en las plantas, y a su vez cómo son integradas estas respuestas contra múltiples herbívoros dentro de un contexto tri-trófico. Para un mejor entendimiento de estas interacciones, los estudios deberán incluir diferentes niveles de integración biológica (Rodríguez-Saona *et al.*, 2010).

8 Referencias bibliográficas

- Allison, J. D., & Hare, J. D. (2009). Learned and naïve natural enemy responses and the interpretation of volatile organic compounds as cues or signals. *New Phytol.* 184: 768-782.
- Badii, M.H.; Flores, A.E.; Quiroz, H.; Foroughbakhch, R.; Torres, R. 2000. Depredación y control biológico. EN: *Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico*. Badii, M.H., A.E. Flores; L.J. Galán W. (Eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México. pp. 53-60.
- Bernal, J.S. 2007. Biología, ecología y etología de parasitoides. EN: *Teoría y Aplicación del Control Biológico*. L.A. Rodríguez del Bosque; H.C. Arredondo-Bernal (Eds.). Sociedad Mexicana de Control Biológico, México. pp. 61-74.
- Bermejo-Prada, A.; Vega, E.; Pérez-Mateos, M.; Otero, L. (2015). In *Healthy Snacks: Recent Trends and Innovative Developments to Meet Current Needs*, LWT - Food Science and Technology.
- Brunner, A. M., Busov, V. B., & Strauss, S. H. (2004). Poplar genome sequence: functional genomics in an ecologically dominant plant species. *Trends in plant science*, 9(1), 49-56.
- Büchel, K., Austel, N., Mayer, M., Gershenzon, J., Fenning, T. M., & Meiners, T. (2014). Smelling the tree and the forest: elm background odours affect egg parasitoid orientation to herbivore induced terpenoids. *BioControl*, 59(1), 29-43.

- Büchel K, Malskies S, Mayer M, Fenning T, Gershenzon J, Hilker M, Meiners, T. (2011). How plants give early herbivore alert: volatile terpenoids attract parasitoids to egg-infested elms. *Basic Appl Ecol* 5:403–412.
- De Lange, E. S., Salamanca, J., Polashock, J., & Rodriguez-Saona, C. (2019). Genotypic Variation and Phenotypic Plasticity in Gene Expression and Emissions of Herbivore-Induced Volatiles, and their Potential Tritrophic Implications, in Cranberries. *Journal of chemical ecology*, 1-15.
- Dicke, M., Bruin, M., & Sabelis, M. W. (1993). Herbivore-induced plant volatiles mediate plant-carnivore, plant-herbivore, and plant-plant interactions: talking plants revisited.
- Dicke, M., Takabayashi, J., Posthumus, M. A., Schütte, C., & Krips, O. E. (1998). Plant—Phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Experimental & Applied Acarology*, 22(6), 311-333.
- Dicke, M., & sabelis, M. W. (1988). How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands J. Zool.* 38: 148-165.
- Dicke, M., van der Maas, K. J., Takabayashi, J., & Vet, L. E. M. (1990). Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites. *Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites.*, (1), 31-36.
- Danner, H., Boeckler, G. A., Irmisch, S., Yuan, J. S., Chen, F., Gershenzon, J & Köllner, T. G. (2011). Four terpene synthases produce major compounds of the gypsy moth feeding-induced volatile blend of *Populus trichocarpa*. *Phytochemistry*, 72(9), 897-908.

- Elliott, H. J., Madden, J. L., & Bashford, R. (1983). The association of ethanol in the attack behaviour of the mountain pinhole borer *Platypus subgranosus* Schedl (Coleoptera: Curculionidae: Platypodinae). *Australian Journal of Entomology*, 22(4), 299-302.
- Effah, E., Holopainen, J. K., & McCormick, A. C. (2019). Potential roles of volatile organic compounds in plant competition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.
- Foster and, S. P., & Harris, M. O. (1997). Behavioral manipulation methods for insect pest-management. *Annual review of entomology*, 42(1), 123-146.
- García, J.A.; Mohamed, M.H.; Flores, A.E.; Fernández S.I.; Rodríguez, T. M.L. 2000. Etología de depredadores y parasitoides. EN: Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico. Badii, M.H.; A.E. Flores; L.J. Galán W. (Eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México. pp. 61-72.
- Giunti, G., Benelli, G., Flamini, G., Michaud, J. P., & Canale, A. (2016). Innate and learned responses of the tephritid parasitoid *Psytalia concolor* (Hymenoptera: Braconidae) to olive volatiles induced by *Bactrocera oleae* (Diptera: Tephritidae) infestation. *Journal of economic entomology*, 109(6), 2272-2280.
- Ghirardo, A., Heller, W., Fladung, M., SCHNITZLER, J. P., & Schroeder, H. (2012). Function of defensive volatiles in pedunculate oak (*Quercus robur*) is tricked by the moth *Tortrix viridana*. *Plant, cell & environment*, 35(12), 2192-2207.
- Heil, M. (2007). Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178, 41–61.
- Hilker, M., & Fatouros, N. E. (2015). Plant responses to insect egg deposition. *Annual Review of Entomology*, 60, 493-515.

- Himanen SJ, Blande JD, Klemola T, Pulkkinen J, Heijari J, Holopainen JK. (2010). Birch (*Betula* spp.) leaves adsorb and re-release volatiles specific to neighbouring plants – a mechanism for associational herbivore resistance? *New Phytologist* 186: 722–732.
- Holton, M. K., Lindroth, R. L., & Nordheim, E. V. (2003). Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O₃, and plant genotype. *Oecologia*, 137(2), 233-244.
- Holopainen JK. (2011). Can forest trees compensate for stress-generated growth losses by induced production of volatile compounds? *Tree Physiology* 31: 1356–1377.
- Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- Jansson, S., & Douglas, C. J. (2007). *Populus*: a model system for plant biology. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 435-458.
- James, D. G. (2003). Synthetic herbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environmental entomology*, 32(5), 977-982.
- Joó, É., Van Langenhove, H., Šimpraga, M., Steppe, K., Amelynck, C., Schoon, N., ... & Dewulf, J. (2010). Variation in biogenic volatile organic compound emission pattern of *Fagus sylvatica* L. due to aphid infection. *Atmospheric Environment*, 44(2), 227-234.
- Kessler A, I T Baldwin (2001) Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291:2141-2144.

- Kotze, M. J., Jürgens, A., Johnson, S. D., & Hoffmann, J. H. (2010). Volatiles associated with different flower stages and leaves of *Acacia cyclops* and their potential role as host attractants for *Dasineura dielsi* (Diptera: Cecidomyiidae). *South African Journal of Botany*, 76(4), 701-709.
- Klemola, T., Ammunét, T., Andersson, T., Klemola, N., & Ruohomäki, K. (2012). Larval parasitism rate increases in herbivore-damaged trees: a field experiment with cyclic birch feeding moths. *Oikos*, 121(10), 1525-1531.
- Kuhns, E. H., Martini, X., Tribuiani, Y., Coy, M., Gibbard, C., Peña, J., ... & Stelinski, L. L. (2014). Eucalyptol is an attractant of the redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*. *Journal of chemical ecology*, 40(4), 355-362.
- Law, J. H., & Regnier, F. E. (1971). Pheromones. *Annual review of biochemistry*, 40(1), 533-548.
- Leskey, T. C., Hock, V., Chouinard, G., Cormier, D., Leahy, K., Cooley, D., ... & Zhang, A. (2014). Evaluating electrophysiological and behavioral responses to volatiles for improvement of odor-baited trap tree management of *Conotrachelus nenuphar* (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental entomology*, 43(3), 753-761.
- Lewis, W. J., & Tumlinson, J. H. (1988). Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature* 331: 257-259.
- Marín-Loaiza, J. C., & Céspedes, C. L. (2007). Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 30(4), 327-351.
- Masters, g. J., & Brown, V. K. (1997). Host-plant mediated interactions between spatially separated herbivores: effects on community structure, pp. 217-232, en gange, a. C., &

- Brown, V. K. (eds.), *Multitrophic Interactions in a Changing World*. 36th symposium of the British Ecological society. Blackwell, oxford.
- Mougi, A., & Kondoh, M. (2012). Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 337(6092), 349-351.
- McCormick AC, Boeckler GA, K€ollner TG, Gershenzon J, Unsicker SB. (2014a). The timing of herbivore-induced volatile emission in black poplar (*Populus nigra*) and the influence of herbivore age and identity affect the value of individual volatiles as cues for herbivore enemies. *BMC Plant Biology* 14: 304.
- Mumm, R., Schrank, K., Wegener, R., Schulz, S., & Hilker, M. (2003). Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *Journal of chemical ecology*, 29(5), 1235-1252.
- Mumm, R., Tiemann, T., Schulz, S., & Hilker, M. (2004). Analysis of volatiles from black pine (*Pinus nigra*): significance of wounding and egg deposition by a herbivorous sawfly. *Phytochemistry*, 65(24), 3221-3230.
- Meiners, T., & Hilker, M. (2000). Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, 26(1), 221-232.
- Martins, C. B., & Zarbin, P. H. (2013). Volatile organic compounds of conspecific-damaged *Eucalyptus benthamii* influence responses of mated females of *Thaumastocoris peregrinus*. *Journal of chemical ecology*, 39(5), 602-611.

- Martins, C. B., Vidal, D. M., Gomes, S., & Zarbin, P. H. (2017). Volatile Organic Compounds (VOCs) Emitted by *Ilex paraguariensis* plants are affected by the herbivory of the lepidopteran *Thelosia camina* and the coleopteran *Hedypathes betulinus*. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 28(7), 1204-1211.
- Miller, D.R. (2006) Ethanol and (-)-alpha-pinene: attractant kairomones for some large wood-boring beetles in south-eastern USA. *Journal of Chemical Ecology* 32, 779-794.
- Moreira, X., & Abdala-Roberts, L. (2018). Specificity and context-dependency of plant-plant communication in response to insect herbivory. *Current opinion in insect science*.
- Nájera, M., & Souza, Y. B. (2010). Insectos benéficos: guía para su identificación. Edición del Instituto Nacional de Investigaciones.
- Oomah, B.D., Liang, L.S.Y., Balasubramanian, P. (2007). Volatile compounds of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.) *Plant Foods Hum. Nutr.* 62(4):177-83.
- Ohgushi, T. (2005). Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 81-105.
- Pinto-Zevallos, D. M., Martins, C. B., Pellegrino, A. C., & Zarbin, P. H. G. (2013). Compostos orgânicos voláteis na defesa induzida das plantas contra insetos herbívoros. *Química Nova*, 36(9), 1395-1405.
- Peña flor, M. F. G. V., & Bento, J. M. S. (2013). Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture. *Neotropical entomology*, 42(4), 331-343.
- Polis, G. A. (1999). Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15.

- Rodriguez-Saona, C. R., & Frost, C. J. (2010). New evidence for a multi-functional role of herbivore-induced plant volatiles in defense against herbivores. *Plant signaling & behavior*, 5(1), 58-60.
- Rodriguez-Saona, C. (2012). La ecología química de interacciones tri-tróficas. *Temas selectos en Ecología química de insectos. El colegio de la Frontera Sur, Tapachula*, 315-341.
- Richard Karban, Kaori Shiojiri & Satomi Ishizaki (2011) Plant communication – why should plants emit volatile cues? *Journal of Plant Interactions*, 6:2-3, 81-84.
- Salamanca, J., Souza, B., Lundgren, J.G., & Rodriguez-Saona, C. (2017). From laboratory to field: electro-antennographic and behavioral responsiveness of two insect predators to methyl salicylate. *Chemoecology* 27, 51–63.
- Salamanca, J., Souza, B. & Rodriguez-Saona, C (2018). Cascading effects of combining synthetic herbivore-induced plant volatiles with companion plants to manipulate natural enemies in an agro-ecosystem. *Pest Management Science*, 74, 2133-2145.
- Schweitzer, J. A., Bailey, J. K., Rehill, B. J., Martinsen, G. D., Hart, S. C., Lindroth, R. L., ... & Whitham, T. G. (2004). Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology letters*, 7(2), 127-134.
- Simpson, R.F. (1976). Bioassay of pine oil components as attractants for *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) using electroantennogram techniques. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 19, 11-18.
- Schmitz, O. J. (1998). Direct and indirect effects of predation and predation risk in old field interaction webs. *Am. Nat.* 151: 327-342.

- Schoonhoven, L. M., Van Loon, B., van Loon, J. J., & Dicke, M. (2005). *Insect-plant biology*. Oxford University Press on Demand.
- Takabayashi, J., & Dicke, M. (1997). Herbivore-induced plant volatiles with multifunctional effects in ecosystems: a complex pattern of biotic interactions. In *Biodiversity* (pp. 131-145). Springer, New York, NY
- Tuskan GA, DiFazio S, Jansson S, Bohlmann J, Grigoriev I, Hellsten U, Putnam N, Ralph S, Rombauts S, Salamov A et al. (2006). The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* 313: 1596– 1604.
- T. C., Bernasconi, M., Bertossa, R., Bigler, F., Caloz, G., & Dorn, S. (1998). The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits: possible consequences for their natural enemies. *Biological control*, 11(2), 122-129
- Turlings, T. C., & Erb, M. (2018). Tritrophic Interactions Mediated by Herbivore-Induced Plant Volatiles: Mechanisms, Ecological Relevance, and Application Potential. *Annual review of entomology*, 63(1).
- Unsicker, S. B., Gershenzon, J., and Kollner, T. G. (2015). Beetle feeding induces a different volatile emission pattern from black poplar foliage than caterpillar herbivory. *Plant Signal. Behav.* 10: e987522. doi: 10.4161/15592324.2014.987522
- Van der Putten, W. H., Vet, L. E. M., Harvey, J. a., & Wäckers, F. L. 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends Ecol. Evol.* 16: 547-554.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21: 109-133.

Vet, L. E. M., & dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.

Vet, L. E. M., Lewis, W. J., & Cardé, R. T. (1995). Parasitoid foraging and learning, pp. 65-101, en Cardé, r. T., & Bell, W. J. (eds.), *Chemical Ecology of Insects 2*. Chapman and Hall, London.